УДК 591.53 : 005

А. А. Петрусенко, В. Н. Хоменко

МЕТОД С. И. МЕДВЕДЕВА ИЗУЧЕНИЯ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕГО РАЗВИТИЯ

В настоящее время в экологии четко определилось новое направление, заключающееся в изучении трофических связей животных путем количественного сопоставления объектов питания не только по таксономическим, но и эколого-морфологическим признакам. Началом этому послужила работа С. И. Медведева (1974), в которой пищевые компоненты семи видов амфибий были охарактеризованы по качественному составу, количественному соотношению объектов различных таксонов, онтогенетическим стадиям, ярусной приуроченности, численности в природе, характеру и способу передвижения, местообитанию, суточной активности и практической значимости.

По первому признаку С. И. Медведевым был установлен своеобразный рекорд определения объектов — из 216 их наименований 181, т. е. более 83,0 % доведено до видового ранга. Кроме того, здесь приводится их количественное соотношение и по другим таксонам (подсемействам, семействам, отрядам, классам и типам), в соответствии с чем и выделены доминантные компоненты. Отметим, однако, полное отсутствие не только в рассматриваемой, но и в других работах подобного рода данных по биомассе объектов пищи. Так, если у остромордой лягушки по численности доминировали мелкого и среднего размера жесткокрылые, перепончатокрылые и двухкрылые, то по массе все они вместе взятые значительно уступают паукам и дождевым червям, что, безусловно, несколько искажает истинное значение тех или иных компонентов в рационе животных. Данные по численности вполне пригодны для анализа ярусно-биотопического распределения, характера распределения особей в популяциях и т. д. Что же касается трофической специализации пищевых объектов и особенно роли исследуемых животных в экосистемах, то здесь необходимо иметь данные прежде всего по биомассе.

С. И. Медведевым было проведено сравнение пищи отдельных видов амфибий по ее разнообразию. Обсуждается вопрос о репрезентативности собранного количества пищевых проб. Сопоставлением объектов по обитанию в различных средах (водной и наземной), а также ярусной приуроченности (обитатели почвы и ее поверхности, травяного и древесного яруса) и численности в природе сделана попытка отобразить условия обитания их потребителей. К тому же по признаку ярусной приуроченности и характеру подвижности (летающие и нелетающие формы) частично раскрывается способ добычи пищи (с поверхности земли, растений, воды, схватывание на лету), с которым С. И. Медведев связывает и онтогенетические стадии насекомых.

Весьма интересным оказалось сравнение удельного обилия (в %) компонентов по характеру суточной активности. В качестве такового автором предложено выделение типа активности при условии ясной и сухой среднелетней погоды. Показан также переход ночных форм к дневной активности при условии высокой влажности и слабой освещенности. Кроме того, четко прослеживается корреляция между характером суточной активности пищевых компонентов и их потребителей. В частности, показано присутствие у ведущих преимущественно дневной образ жизни прудовой и озерной лягушек насекомых с соответствующим типом активности. Тоже, в целом, можно сказать об остромордой лягушке и краснобрюхой жерлянке, активных в различное время суток, а также о сумеречно-ночных зеленой жабе и чесночнице.

Таким образом, в рассматриваемой работе впервые при изучении питания позвоночных животных было выделено 10 признаков пищевых компонентов, включающих (без указания практической значимости) 25 качественно-количественных и эколого-морфологических их атрибутов.

Попытаемся теперь дополнить эти исследования анализом соотношения объектов питания по признакам биотопической приуроченности, трофической специализации, характеру распределения особей в популяциях, линейным размерам и окраски. Такой подход уже отражен в ра-

ботах одного из соавторов данной статьи начиная с 1973 г. (Петренко, Петрусенко, 1973; Самчук, Петрусенко, 1973; Воинственский, Петрусенко, Боярчук, 1976, 1977; Вакаренко, Петрусенко, Симочко, 1978; Головушкин, Петрусенко, 1978; Петрусенко, Сологор, 1981; Василенко, Мовчан, Петрусенко, 1983; Петрусенко, Клестов, 1984; Петрусенко, Талпош, 1985). Материалы по серой жабе ввиду малого количества собранных проб не рассматриваются.

По признаку биотопической приуроченности среди пищевых компонентов исследуемых животных выделено 9 группировок (табл. 1). Интересно отметить, что в пробах всех видов амфибий подавляющим доминированием отличались наземные компоненты — от 99,21 % у остромордой лягушки до 100,00 % у чесночницы и зеленой жабы. Даже у постоянно связанных с водой видов как прудовая, озерная лягушки и краснобрюхая жерлянка эти данные соответственно составляли 91,77, 91,92 и 93,07 %. Относительно последнего вида С. И. Медведевым сделано предположение о добыче корма с поверхности околоводных и надводных частей погруженных в воду растений. Им же допущено, что такие беспозвоночные могли быть пойманы на лету или собраны с поверхности воды. В последнем случае мы считаем, что наиболее мощным источником (после сдувания ветром и смывания дождем) попадания наземных беспозвоночных в воду является подмыв и обвал берегов, где численность одних только жуков — жужелиц и стафилинид может достигать до 300 особей на 1 м^2 (Петренко, Петрусенко, 1973).

Прежде всего проанализируем соотношение компонентов из проб лягушки остромордой, зеленой жабы и чесночницы, обитающих преимущественно в наземных экосистемах и связанных с водой лишь в период размножения, когда эти амфибии практически не питаются. Основное место в пище остромордой лягушки заняли политопные, у чесночницы — степные элементы, а у жабы зеленой — и те и другие примерно в равной мере. Довольно значительным количеством у отдельных видов земноводных отличались луговые и лесные формы, реже попадались литоральные, пойменнолесные и болотные обитатели. Это достаточно полно отражает мозаику биотопов исследуемого региона и в частности места обитания и самих животных. Об обитании зеленой жабы и чесночницы в мезоксероморфных условиях, например, свидетельствует высокое удельное обилие в их пище степных форм.

Водные обитатели и амфибионты значительно были представлены у лягушек прудовой, озерной и у жерлянки краснобрюхой.

Относительно пространственной структуры популяций, обнаружены беспозвоночные с диффузно-узловым характером распределения — от 82,43 % у краснобрюхой жерлянки до 99 % у чесночницы. Они образуют

Таблица 1. Биотопическая приуроченность объектов питания амфибий среднего течения Северского Донца (по материалам Медведева, 1974)

Биотопическая приуроченность	Лягушка прудовая	Лягушка озерная	Лягушка остромордая	Жаба зеленая	Чесночница обыкновенная	Жерлянка краснобрюхая
	Соотношение объектов питания, %					
Водный	1,90	5,53	0,26	—	—	4,86
Литоральный	1,27	—	4,22	3,42	—	2,08
Амфибионтный	6,33	2,55	0,53	—	—	2,08
Болотный	1,90	4,68	2,37	1,37	—	1,39
Пойменнолесной	12,66	7,66	3,96	4,11	1,98	1,39
Лесной	5,06	8,09	13,19	7,53	6,93	4,86
Луговой	10,12	16,17	7,93	12,33	11,88	2,08
Степной	32,28	13,62	11,87	36,99	60,40	2,78
Политопный	28,48	41,70	55,67	34,25	18,81	78,48

временные скопления лишь в местах массового выплода и концентрации корма.

По окраске в пище амфибий преобладают выделяющиеся на субстрате контрастные беспозвоночные — от 64,21 % у остромордой лягушки до 84,25 % у зеленой жабы. И только у краснобрюхой жерлянки объекты питания имеют преимущественно субстратную окраску (66,44 %). Это в основном за счет гусениц совок (44 %), характеризующихся как и их потребители (Таращук, 1959), преобладанием у них сумеречно-ночного типа активности.

Значение амфибий в трофической сети населяемых ими экосистем довольно четко определяется по пищевой специализации объектов их питания. Из общего числа наименований компонентов (206), зарегистрированных в их пище, основную часть составили фитофаги (78) и зоофаги (68); в меньшем количестве обнаружены сапрофаги (31) и миксофаги (29). Это дает богатый материал для исследования значения животных в каждом конкретном биогеоценозе. Отдельные консортивные связи амфибий с биокомпонентами последних довольно четко прослеживаются через обнаруженных в пробах растительноядных беспозвоночных, например, цикадок *Euscelis* sp., усача *Dorcadion holosericeum,* листоеда *Lema cyanella,* живущих преимущественно за счет злаков; стафилинид *Oxyporus rufus,* пластинчатоусого *Odontaeus armiger,* коровки *Thea vigintiduopunctata,* развивающихся в плодовых телах грибов; листоеда *Chrysomela marginatum,* питающегося на астровых; листоеда *Gastroidea polygoni* и долгоносика *Rhinoncus pericarpius* — на гречишных; листоедов *Phyllodecta vitellinae, Lochmaea capreae, Haltica tamaricis,* долгоносика *Lepyrus capucinus* — на ивовых, березовых; листоеда *Prasocuris phellandrii* и долгоносика *Lixus paraplecticus* — на зонтичных; листоеда *Galerucella nymphae* — на кувшинковых; листоеда *Podagrica menetriesi* — на мальвовых; листоеда *Cassida murrea* — на губоцветных; долгоносика *Sciaphobus squalidus* — на розоцветных; долгоносиков *Sitona flavescens, Phytonomus pedestris* — на бобовых; долгоносика *Bothynoderes punctiventris* — на маревых; долгоносиков *Notaris scirpi, Thryogenes festucae* — на осоковых и т. д. Все они объединены нами в группу олигофагов, составляющих 12,14 % от общего числа наименований. Более конкретно такие связи прослеживаются через монофагов, каковыми в приведенном С. И. Медведевым списке являются усач *Spondylus buprestoides,* личинки которого питаются корнями сосны; листоеды *Donacia versicolora,* развивающиеся на рдесте, *Cryptocephalus moraei* — на зверобое, *Melasoma saliceti* и *Chalcoides aurata* — на ивах, *Crepidodera transversa* — на бодяке, а также долгоносики *Sitona sulcifrons,* связанные с клевером, *Notaris acridulus* — с осокой и *Tanysphyrus lemnae* — с ряской. Всего их обнаружено 9 видов (4,37 %). Основную же часть компонентов данной трофической группы составили полифаги — 44 вида (21,36 %).

Среди зоофагов также преобладают полифаги — 59 видов (31,79 %). Монофаги среди зоофагов в списке отсутствуют.

По количеству особей среди фитофагов также преобладали полифаги — от 6,85 % у зеленой жабы до 51,37 % у краснобрюхой жерлянки. Лишь у чесночницы они уступали олигофагам (4,86 % против 8 %). Это характерно и для зоофагов, составивших от 12,84 % у краснобрюхой жерлянки до 67,80 % у остромордой лягушки. Олигофаги-зоофаги у исследованных земноводных обычно не превышали 3 % или вообще отсутствовали (у чесночницы). И только у остромордой лягушки они составили 7,63 %. Численность сапрофагов в пище амфибий представлена от 7,92 % у чесночницы до 27,40 % у краснобрюхой жерлянки, а миксофагов — от 4,12 % у краснобрюхой жерлянки до 65,35 % у чесночницы.

По пищевой специализации у остромордой лягушки доминировали хищники (46,84 %, главным образом за счет пауков, наездников и муравьев); у жерлянки краснобрюхой — растительноядные насекомые

Таблица 2. Распределение компонентов питания амфибий среднего течения Северского Донца по линейным размерам (по материалам Медведева, 1974)

Размерные группы объектов питания, мм	Лягушка прудовая	Лягушка озерная	Лягушка остромордая	Жаба зеленая	Чесночница обыкновенная	Жерлянка краснобрюхая
	Соотношение объектов питания, %					
0,1—2,5	—	—	0,53	—	—	9,72
2,6—5,0	12,11	5,10	12,00	10,48	10,20	21,53
5,1—7,5	45,86	22,98	24,80	33,57	19,39	8,33
7,6—10,0	16,56	41,28	38,93	25,87	27,55	10,42
10,1—12,5	14,01	17,45	7,47	21,68	27,55	2,08
12,6—15,0	5,73	5,10	6,13	4,20	14,29	2,78
15,1—17,5	1,27	1,28	0,27	—	—	—
17,6—20,0	1,91	1,28	0,81	2,80	—	—
20,1—25,0	—	2,98	1,33	—	1,02	—
25,1—30,0	—	—	7,20	0,70	—	45,14
более 30,0	2,55	2,55	0,53	0,70	—	—

(54,79 %, в основном личинки совок); у чесночницы и зеленой жабы — насекомые со смешанным питанием (соответственно 65,35 % и 41,10 %, преимущественно жужелицы рода *Amara, Ophonus, Harpalus*); у прудовой лягушки — миксофаги (36,71 %, большей частью за счет жужелиц рода *Amara*) и фитофаги (32,90 %, главным образом листоеды и личинки пилильщиков); а у озерной лягушки — фитофаги (37,02 % — листоеды и пр.) и зоофаги (26,38 % — пауки и др.).

По линейным размерам (табл. 2) подавляющим большинством отличались пищевые объекты длиной 5,1—12,5 мм и только у краснобрюхой жерлянки — 25,1—30,0 мм. Последнее связано со значительным присутствием в пище гусениц совок. Именно доминированием таких размеров компоненты мезофауны как раз и отличаются в местах кормежек амфибий.

Приведенное соотношение объектов пищи по данным экологоморфологическим признакам позволяет сделать ряд выводов об экологии их потребителей. Прежде всего это отражает специфику обитания исследованных позвоночных и способы добычи ими пищи. С другой стороны, такой анализ позволяет определить место животных в трофической сети конкретных экосистем. И, наконец, даже при поверхностном анализе состава кормов можно оценить практическое значение этих животных, что в рассматриваемой статье достаточно убедительно показано С. И. Медведевым. Добавим только, что и при поедании полезных хищных членистоногих амфибии также приносят известную пользу в качестве весьма существенного регулятора системы хищник — жертва. Конечно, каждый отдельно взятый вид амфибий сам по себе не может существенно влиять на численность тех или иных вредителей, но в комплексе с другими хищными позвоночными и беспозвоночными он эту функцию вполне может выполнить.

Вакаренко В. И., Петрусенко А. А., Симочко М. Д. Экологический анализ питания птенцов синицы большой (Parus major L.) (Aves, Paridae) в дубравах Закарпатья // Вестн. зоологии.— 1978.— № 5.— С. 81—85.

Василенко Н. А., Мовчан Ю. В., Петрусенко А. А. К изучению трофических связей мальмы Курильских островов // Там же.— 1983.— № 4.— С. 39—43.

Воинственский М. А., Петрусенко А. А., Боярчук В. П. Трофические связи грача в степных экосистемах. Сообщение I. Питание (состав кормов) // Там же.— 1976.— № 6.— С. 9—17.

Воинственский М. А., Петрусенко А. А., Боярчук В. П. Трофические связи грача в степных экосистемах. Сообщение II. Сезонные аспекты питания, трофические миграции, практическое значение // Там же.— 1977.— № 6.— С. 19—24.

Головушкин М. И., Петрусенко А. А. К экологическому анализу питания овсянки ка-

мышовой (Emberiza schaeniculus L.) на юге Украины // 50 лет Черноморскому государственному заповеднику.— Киев : Наук. думка, 1978.— С. 42—45.
Медведев С. И. Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца // Вестн. зоологии.— 1974.— № 1.— С. 50—59.
Петренко А. А., Петрусенко О. А. До вивчення біогеоценотичних співвідношень компонентів ентомофауни прісноводної літоралі Середнього Придніпров'я // Доп. АН УРСР. Сер. Б.— 1973.— № 5.— С. 466—468.
Петрусенко А. А., Клестов Н. Л. Трофические связи серой вороны (Corvus cornix L.) в экосистемах района Каневского водохранилища.— Киев, 1985.— 27 с.— Деп в ВИНИТИ 15.05.84, № 3061.
Петрусенко А. А., Сологор Е. А. К определению роли рукокрылых в экосистемах Среднего Приднепровья // Вестн. зоологии.— 1981.— № 6.— С. 44—47.
Петрусенко А. А., Талпош В. С. Питание птенцов лесной завирушки в Украинских Карпатах // Там же.— 1985.— № 5.— С. 60—63.
Самчук М. Д., Петрусенко О. А. Про значення горобця хатнього в гніздовий період на Україні // Захист рослин.— 1973.— Вип. 17.— С. 24—26.
Таращук В. І. Земноводні та плазуни.— К. : Вид-во АН УРСР, 1959.— 246 с.— (Фауна України; Т. 7).

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 12.02.86

УДК 598.422.2 : 591.5

Н. П. Каверкина

ПИТАНИЕ И СПОСОБЫ ОХОТЫ КРАЧЕК

Целью нашей работы было изучение объектов питания и способов охоты пяти видов крачек в местах совместного обитания для выяснения различий повадок, которые ведут, вероятно, к снижению конкуренции и видовой изоляции. Нами использовались только прижизненные методы: визуальное наблюдение, хронометрирование, сбор пищевых объектов у гнезд крачек. Изучались следующие виды крачек: речная (2 подвида: *Sterna hirundo hirundo* L., 1758 и *S. hirundo longipennis* Nordm., 1835), полярная (*S. paradisaea* Pontopp.), камчатская (*S. camtschatica* Pall.), малая (*S. albifrons albifrons* Pall., 1764), пестроносая (*Thalasseus sandvicensis* Lath.). Материал собирали на оз. Невском (Сахалин) в 1976 г. (речная черноклювая и камчатская крачки); на о. Большой Лицкий (Баренцево море) в 1977, 1978, 1980 гг. (полярная крачка); на о. Карагинском (Камчатка) в 1981 г. (речная черноклювая, полярная, камчатская крачки); Кирилловских о-вах Молочного лимана и Сиваше (Запорожская обл.) в 1982 г. (речная обыкновенная, малая, пестроносая крачки); о-вах Тилигульского лимана (Одесская обл.) в 1983 г. (речная обыкновенная, малая, пестроносая крачки). Определение рыб проведено научными сотрудниками Ленинградского университета О. К. Бурениным и Ю. К. Кузнецовым.

Питание. Наблюдения показали, что все изучавшиеся нами виды крачек в основном — ихтиофаги, питаются мелкой рыбой и ею же выкармливают птенцов. Очень часто, причем это характерно практически для всех видов, используют рыбу в брачных демонстрациях. При этом почти всегда крачки используют для питания массовый в данный момент объект. В результате в областях симпатрии они, по нашим наблюдениям, отдают предпочтение, в общем-то, сходным объектам питания. Так, на Сахалине в рацион крачек входят девятиглая (*Pungitius pungitius*) и трехиглая (*Gasterosteus aculeatus*) колюшки (Ковалев, Каверкина и др., 1980). На Камчатке — трехиглая колюшка и дальневосточная многопозвонковая песчанка (*Ammodytes hexapterus hexapterus*). На Баренцевом море — трехиглая колюшка, большая песчанка (*Hyperoplus lanceolatus*) и морской окунь (*Sebastes marinus marinus*).

На Молочном лимане (Запорожская обл.) — атерина (*Atherina mochon pontica* Eich.), тюлька черноморско-азовская (*Clupeonella de-*